

Classifications phénétiques et cladistiques en Taxinomie numérique

par Jacques DAGET *

Résumé. — L'auteur rappelle les principes de la Taxinomie numérique. Celle-ci peut conduire à des classifications phénétiques et cladistiques très voisines. Deux exemples sont donnés concernant les Poissons Citharinidés et Thonnidés. Cependant, dans la pratique, la méthode n'est pas applicable à tous les cas.

Abstract. — The author recalls the principles of Numerical Taxonomy. This can conduce to phenetic and cladistic classifications closely related. Two examples are given related to Citharinid fishes and Tunas. Nevertheless, in usual practice, the method cannot be applied to every case.

Les classifications phénétiques sont fondées sur l'estimation du degré de similitude entre les organismes, en utilisant tous les caractères disponibles du phénotype et en leur attribuant une valeur égale. La Taxinomie numérique apparaît comme la base méthodologique des classifications phénétiques qui sont susceptibles d'améliorations et de changements au fur et à mesure que les connaissances progressent et que de nouveaux caractères deviennent disponibles.

Au contraire, les classifications cladistiques sont en principe beaucoup plus stables puisque fondées sur la phylogénèse, succession historiquement unique d'événements déterminés. *Si la phylogénie était connue, la classification cladistique qui en découle serait définitive et devrait être acceptée comme telle par tout un chacun.* Malheureusement cette phylogénie est souvent reconstituée de façon douteuse ; dans certains cas elle est encore totalement inconnue et peut-être le restera-t-elle toujours pour plusieurs groupes. Devrait-on alors renoncer à toute classification ? Non, bien sûr, car une classification étendue à tous les êtres vivants est une nécessité aussi bien pratique que scientifique. Les classifications phénétiques garderont donc toujours leur intérêt d'autant plus, comme l'avaient déjà montré CAMIN et SOKAL (1965), qu'il est possible, moyennant certaines conventions, d'en déduire des hypothèses phylogénétiques elles aussi susceptibles d'améliorations au fur et à mesure que la Science progresse.

La Taxinomie numérique se propose d'estimer le degré de similitude ou de proximité systématique, souvent appelée distance taxinomique, entre unités taxinomiques opérationnelles (UTO). Les UTO sont des individus ou des groupes d'individus, c'est-à-dire des échantillons, pris dans une population panmictique et représentatifs d'un pool génétique donné. Pour éviter toute pétition de principe, on ne fait au départ aucune hypothèse sur

* Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

le rang systématique des UTO. En aucun cas, en effet, les méthodes de la Taxinomie numérique ne permettent de conclure qu'il y a ou non isolement génétique entre deux UTO et, par conséquent, que l'on a affaire à des individus ou groupes d'individus appartenant à des espèces biologiquement distinctes. Toutefois, en l'absence de preuves formelles de l'existence d'espèces jumelles ou espèces biologiques phénotypiquement semblables, les systématiciens admettent qu'au-delà de certaines distances taxinomiques qu'ils sont à même d'apprécier, il s'agit de sous-espèces, d'espèces, de sous-genres ou de genres distincts.

La Taxinomie numérique prend en compte tous les caractères disponibles de quelque nature qu'ils soient, morphologiques, anatomiques, éthologiques, earyologiques, biochimiques, etc. En fait elle utilise toute l'information disponible sur les UTO. Dans bien des cas cette information est plus riche sur la morphologie externe que sur les gènes, mais *la méthodologie resterait la même si l'on avait accès aux gènes eux-mêmes et non à leurs manifestations phénotypiques*. Le nombre total de caractères, fixé au moins à 60 par certains théoriciens, a en définitive peu d'importance car des résultats tout à fait valables ont été obtenus avec des nombres largement inférieurs. Tout dépend du groupe étudié et du nombre des UTO. Mieux vaut un nombre restreint de caractères relativement indépendants les uns des autres qu'un grand nombre de caractères redondants étroitement corrélés entre eux.

La Taxinomie numérique, dans un but d'objectivité et de reproductibilité des résultats, n'opère aucune sélection ni pondération a priori sur les caractères. Cependant, le choix des métriques, des codages, des distances taxinomiques ainsi que des algorithmes de regroupement ou de partition, favorise certaines catégories de caractères par rapport à certaines autres. En outre, tous les caractères n'apportent pas la même contribution aux axes d'inertie. En général les techniques utilisées désignent les plus discriminants, c'est-à-dire ceux qui ont le plus de poids dans l'estimation des distances taxinomiques.

Les similitudes portant sur un ensemble de caractères quelconques peuvent toujours, à l'aide d'algorithmes judicieusement choisis, être représentées par un dendrogramme et la Taxinomie numérique utilise souvent ce mode graphique de présentation des résultats. Lorsque, de plus, on connaît le sens d'évolution des caractères, il est possible de construire le cladogramme correspondant (CAMIN et SOKAL, 1965) et de comparer les deux schémas. *Si le nombre de caractères est suffisant pour éliminer les convergences et que tous les taxons du groupe ont été pris en considération, on doit s'attendre à ce que les deux schémas soient sinon identiques, du moins très proches l'un de l'autre*. En effet, sauf cas très exceptionnels, les degrés de parenté phylogénétique se traduisent par des degrés de similitude ou des distances taxinomiques comparables. C'est ce qui résulte des deux exemples suivants concernant le premier les Citharinidae et le second les Thunnidae.

1^{er} exemple : Citharinidae (DAGET, 1966)

Il s'agit d'une famille de Poissons d'eau douce africains comprenant 8 espèces et 2 ou 3 genres suivant les auteurs. La famille étant très homogène et n'ayant pu être étudiée sous les aspects earyologique ou biochimique, il n'a été trouvé que 12 caractères réellement distinctifs. Les uns étaient qualitatifs (coloration, forme des écailles, position de la ventrale), les autres anatomiques (nombre de vertèbres, longueur relative de l'intestin, nombre de caeca pyloriques) ou morphologiques (élévation relative du corps, nombre de rayons aux

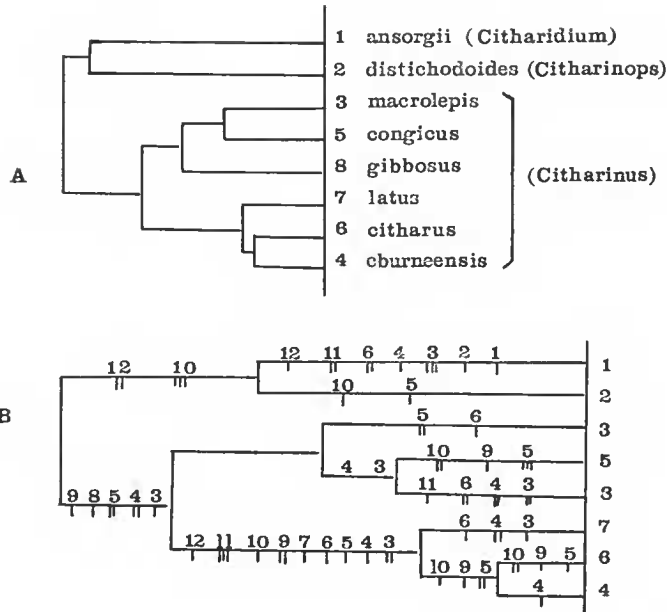


FIG. 1. — Phénogramme (A) et cladogramme (B) relatifs aux Citharinidae (d'après DAGET, 1966)

nageoires dorsale, anale et ventrale, longueur relative de l'adipeuse, taille des écailles). Le nombre de caractères est faible. Il aurait pu être augmenté par exemple en utilisant au lieu de la taille des écailles leur nombre en ligne latérale, entre la ligne latérale et la nageoire ventrale, autour du pédoneule caudal, en avant de la dorsale, etc. Cependant, comme tous ces nombres auraient été étroitement corrélés entre eux, l'information disponible serait restée la même. Les 12 caractères se présentaient sous 2 à 5 états et lorsqu'il y avait plus de deux états, ceux-ci ont été rangés en série logique puis codés. Les valeurs ont été simplifiées au maximum et les résultats présentés sous la forme d'un dendrogramme (fig. 1 A).

A la suite de BOULENGER, les systématiciens ont pris l'habitude d'isoler l'UTO-1 rapporté au genre *Citharidium* des UTO-2 à 8 rapportés au genre *Citharinus*. Cette façon de voir n'est pas en accord avec le phénogramme sur lequel on voit que l'UTO-2 est plus proche de l'UTO-1 que des UTO-3 à 8. Par conséquent, il semble préférable de distinguer trois genres: *Citharidium* pour l'UTO-1, *Citharinops* pour l'UTO-2 et *Citharinus* pour les UTO-3 à 8. Dans ce dernier genre, on voit qu'il existe deux groupes d'espèces auxquels on pourrait attribuer valeur de sous-genres. L'un (UTO-3-5-8) comprend les espèces du bassin congolais, l'autre (UTO-4-6-7) les espèces des fleuves de savanes soudano-sahéliennes, de Côte d'Ivoire et de l'Est africain.

Pour chacun des 12 caractères, il a été possible de déterminer l'état le plus primitif ou plésiomorphe et le plus évolué ou apomorphe, les états intermédiaires, quand il en existe, étant classés dans l'ordre d'apomorphie croissante. Pour cela, on a fait implicitement référence au groupe-frère le plus proche de la famille des Citharinidae, c'est-à-dire la famille

des Distichodontidae. Ces deux familles sont parfois réunies en une seule et il est incontestable que les Citharinidae sont très spécialisés par rapport aux Distichodontidae, tout au moins par rapport aux plus primitifs d'entre eux. On appelle « pas évolutif » le passage d'un état à un autre et l'on a admis le principe de l'irréversibilité de l'évolution, c'est-à-dire que le passage s'est toujours fait d'un état plésiomorphe vers un état plus apomorphe et jamais en sens inverse. Cette hypothèse est nécessaire pour pouvoir construire un cladogramme. On a de plus appliqué le principe de parcimonie qui conduit à ne retenir, parmi les cladogrammes possibles, que le plus simple, c'est-à-dire celui qui fait intervenir le nombre minimal de pas évolutifs. Sur le cladogramme ainsi obtenu (fig. 1 B), chaque trait vertical représente un pas évolutif et le chiffre qui l'accompagne indique le caractère en cause.

On constate que le cladogramme correspond de très près au phénogramme et confirme la validité des trois genres *Citharidium*, *Citharinops* et *Citharinus*, ainsi que l'isolement des espèces congolaises. On notera également que les espèces non congolaises sont les plus synapomorphes (nombre de pas évolutifs plus élevé).

2^e exemple : Thunnidae (LE GALL, LAUREC et CHARDY, 1975)

Les Thons sont des Poissons marins appartenant au groupe des Scoubriformes qui renferme la plupart des grands pélagiques. On en connaît 7 espèces réparties en 2 ou 4 genres suivant les auteurs. Douze caractères à valeur évolutive ont été retenus. Les uns sont viscéraux (position de l'origine de l'artère cutanée, nombre de diverticules artériolaires de cette artère, présence ou absence de veine post-cardinale, forme des lobes du foie, degré de développement de la vessie natatoire), les autres vertébraux (vertèbre portant le premier arc hémal, vertèbre portant la première apophyse dirigée ventralement, taille du foramen ventro-latéral, nombre de précaudales) ou crâniens (forme du parasphénoïde, de l'ethmoïde, position de l'alisphénoïde).

Encore une fois le nombre de caractères est faible, mais les auteurs ont préféré éliminer ceux qui n'ont pas de valeur évolutive et pour lesquels ils ne pouvaient avec certitude déterminer l'état le plus plésiomorphe et l'état le plus apomorphe. Des techniques beaucoup plus élaborées que dans l'exemple précédent ont été utilisées pour la construction du phénogramme (fig. 2 A) et du cladogramme (fig. 2 B), mais les principes sont essentiellement les mêmes dans les deux cas.

Sur le dendrogramme, on note la similitude entre les UTO-1, 2 et 3 qui forment un groupe homogène (*Neothunnus*) auquel se rattache d'assez loin l'UTO-4 (*Parathunnus*). Un autre groupe homogène est formé par les UTO-6 et 7 (*Thunnus*) auxquels se rattache d'assez loin l'UTO-5 (*Germo*). On peut donc reconnaître quatre genres ou n'en distinguer que deux : *Thunnus* (UTO-5 à 7) et *Parathunnus* (UTO-1 à 4). Les deux solutions sont en accord avec la classification phénétique. Le cladogramme diffère légèrement en ce qu'il isole l'UTO-5 des UTO-6 et 7 et en fait le groupe-frère des UTO-1 à 4. Il est donc préférable de distinguer quatre genres, les *Neothunnus* étant les plus synapomorphes et les *Thunnus* les plus symplesiomorphes des Thons.

Ces deux exemples appellent quelques remarques générales. Nos connaissances sur les mécanismes de l'évolution et de la spéciation sont encore imparfaites. Le principe de l'irréversibilité du passage d'un état à un autre pour n'importe quel caractère et le principe de parcimonie, sans lesquels la construction des cladogrammes serait impossible, sont plus

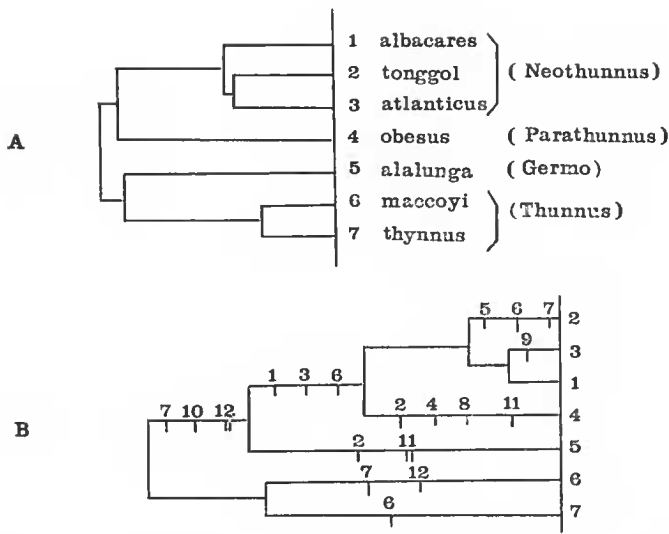


FIG. 2. — Phénogramme (A) et cladogramme (B) relatifs aux Thunnidae (d'après LE GALL, LAUREC et CHARDY, 1966)

des hypothèses simplifiées que des lois naturelles définitivement prouvées. En outre, les cladogrammes comme les phénogrammes sont le reflet de nos connaissances actuelles ; la prise en considération de nouveaux caractères, auxquels les progrès de la biologie nous donneront accès un jour, pourra les modifier plus ou moins. Pour ces diverses raisons, aussi bien dans le cas des Citharinidae que dans celui des Thunnidae, les cladogrammes ont été présentés comme les schémas cohérents les plus simples pour représenter les parentés entre espèces d'après les caractères à signification évolutive actuellement connus, en vue de justifier des coupures génériques ou subgénériques rationnelles, mais sans prétendre reconstituer « la phylogénie » du groupe telle qu'elle s'est réellement produite au cours des temps.

La Taxinomie numérique conduit à des résultats particulièrement intéressants lorsqu'elle est appliquée à des groupes restreints et relativement homogènes tels qu'espèces, genres ou familles à condition que celles-ci ne soient pas trop vastes. Théoriquement, elle pourrait aussi bien s'appliquer à des taxons d'ordre supérieur, les UTO devenant par exemple des familles ou des groupes de familles. Cependant, des essais en ce sens ont été rarement tentés, soit que les résultats escomptés ne justifient pas les efforts nécessaires pour réunir l'information de base indispensable, soit que des difficultés pratiques difficiles à surmonter se présentent dans la définition des caractères distinctifs lorsque les UTO deviennent hétérogènes. La Taxinomie numérique nécessitant l'examen d'un grand nombre de caractères sur des échantillons d'effectifs élevés, son utilisation n'est pleinement justifiée que dans les cas favorables.

En fait, la démarche suivie actuellement par la majorité des systématiciens paraît être la suivante : réunir le plus d'information possible sur les taxons, classer eux-mêmes avec ou sans l'aide de la Taxinomie numérique, en déduire une ou plusieurs hypothèses phylo-

génétiques et affiner celles-ci au fur et à mesure que les connaissances progressent. A partir du moment où une hypothèse phylogénétique se dégage qui puisse être acceptée comme hautement vraisemblable, il est facile d'en déduire une classification qui rende compte, d'aussi près que possible, de la phylogénie tout en restant suffisamment simple et pratique pour rendre les services que l'on attend de toute classification.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATCHER, R., 1966. — Fortran IV program for estimation of cladistic relationships using the IBM 7040. *Computers*, Univ. Kansas, contr. n° 6 : 1-54.
- CAMIN, J. H., et R. R. SOKAL, 1965. — A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, **19** : 311-326.
- DAGET, J., 1966. — Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons, Characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **38** (4) : 376-386.
- LE GALL, J. Y., A. LAUREC et P. CHARDY, 1975. — Mise en évidence des relations phénotypiques et phylogénétiques à l'intérieur du genre *Thunnus* par une analyse multicritère. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 339, Zool. 241 : 1349-1368.

Manuscrit déposé le 25 mai 1979.